Le cycle de développement du *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh (Chlorophyta) d'Islande, en culture : un cycle monogénétique dans la population nord-atlantique

S. JÓNSSON *

RÉSUMÉ. – Le cycle de développement du *Bryopsis plumosa* de l'Islande, un des points les plus septentrionaux de l'espece dans l'Atlantique Nord, a fait l'objet d'études en cultures expérimentales. Les zygotes, résultant de l'anisogamie entre gamètes issus de plantes dioiques, engendrent des plantules rampantes filamenteuses. Celles-ci, après dix-huit mois de «dormance», ont produit directement de nouveaux *Bryopsis*, sous des conditions de température et d'éclairement extrêmement variées. Des zoïdes stéphanocontés n'ont pas été observés. Le cycle de développement dans la population nord-atlantique ne diffère pas de celui décrit pour le *B. plumosa* dans certaines populations de l'Europe du Nord.

SUMMARY. – The life history of *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh (Chlorophyta) from Iceland, in culture : a monophasic cycle in the north-atlantic population. The life-history of *B. plumosa* from Iceland, one of the most northernly site of the species in the North-Atlantic, has been studied in culture. Zygotes, derived from fusion of anisogametes released from unisexual plants, develop into filamentous germlings. Erect *Bryopsis* grew from the prostrate phase after 18 months of «dormancy» under a variety of temperature and photoregime conditions. Asexual stephanokontic zoospores were not observed. The life-history in the north-atlantic population is similar to that described for *B. plumosa* in some northern European populations.

INTRODUCTION

Le *Bryopsis plumosa* a été signalé dans presque toutes les mers du globe, dans les zones comprises entre les tropiques et les régions tempérées froides. Dans l'Atlantique Nord, l'espèce atteint une des limites de son aire de répartition géographique sur les côtes sud de l'Islande, où elle a été trouvée pour la première fois en 1963 (JONSSON, 1963).

D'importants travaux ont été consacrés aux cycles de développement des espèces du genre *Bryopsis*. Ces travaux, qui ont fait l'objet d'une mise au point détaillée (KERMARREC, 1974), ont mis l'accent sur l'intérêt des études comparées des cycles en fonction de l'origine géographique des espèces. En ce qui

* Laboratoire de Biologie Végétale Marine, Université Paris VI, 4 Place Jussieu, Paris 75230 Cedex 05.

Cryptogamie : Algologie, 1980, 1, 1 : 51-60.

Source MNHN, Paris

concerne le *B. plumosa*, les études ont porté sur diverses populations des côtes continentales et insulaires de l'Europe occidentale. Dans ces régions l'espèce est dioique, formant des gamètes réductionnels (ZINNECKER, 1935; KERMARREC, 1974) qui, aprés copulations anisogames, engendrent des zygotes. Ceux-ci ne germent pas directement en nouvelles plantes de *Bryopsis* comme on l'admettait autrefois. En culture, ils donnent naissance à des protonémas uninucléés, dont l'évolution est susceptible de variations géographiques. Dans la Mer du Nord, sur les côtes des Pays-Bas, les protonémas, après une «dormance» plus ou moins longue, germent directement en redonnant des nouvelles plantes de *Bryopsis* (RIETEMA, 1969, 1970). Dans les régions plus méridionales, sur les côtes de Bretagne (France), du pays Basque (France) et de la Méditerranée, les protonémas, au lieu de germer directement, produisent préférentiellement des zoïdes stéphanocontés, lesquels donnent naissance á de nouveaux *Bryopsis* (RIETEMA, 1970; KERMARREC, 1974). Des essais de croisement montrent, en outre, que les différentes populations européennes du *B. plumosa* sont interfécondes et que le type á développement direct domine celui à développement indirect par zoïdes (RIETEMA, 1970). Une exception remarquable s'observe, toutefois, dans la population d'Héligoland, oú l'on a trouvé un taxon qui ne semble se croiser avec aucune des autres populations étudiées. Ce nouveau taxon, dioique, donne des protonémas produisant exclusivement des zoïdes stéphanocontés. Il a été désigné sous le nom de *B. lyngbyei*, ancienne dénomination du *B. plumosa* des Iles Féroé, en raison de ressemblances morphologiques avec l'espéce féroéenne, voire avec le *B. plumosa* d'Islande. Ces populations appartiendraient á un seul groupement, qualifié de subarctique (KORNMANN et SAHLING, 1976).

L'étude présente porte, á titre comparatif, sur la population nord-atlantique du *B. plumosa*, celle des côtes d'Islande, où le cycle de développement de l'espéce était encore totalement inconnu.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des plantes stériles formant des plumules à contour triangulaire, hautes de 1 à 2 centimètres, caractéristiques du *Bryopsis plumosa*, ont été récoltées le 20 juillet 1977 sur les rochers envasés, dans une flaque ombragée du littoral de Heimaey, île principale de l'archipel volcanique des Iles Vestman (Vestmannaeyjar), au sud de l'Islande (63°27'N, 20°15'W). Cette localité est celle oú l'espéce fut initialement trouvée en Islande. Les températures moyennes des eaux en surface dans la région sont de 11°C en été et 5,5°C en hiver, avec une salinité de l'ordre de 35‰. Deux autres localités du *B. plumosa* sont actuellement connues en Islande, celles de Thorkötlustadír et Herdisarvik, situées sur la côte sud de la péninsule de Reykjanes, á une centaine de kilomètres de distance (K. GUNNARSSON, communication personnelle). L'espéce, toujours très rare, n'a pas été trouvée dans les eaux froides subarctiques au nord et á l'est de l'île.

Des cultures unialgales ont été obtenues au laboratoire à Paris, à partir de pinnules végétatives isolées des plantes-méres, placées á 20°C, sous un éclairement journalier de 16 h et 1000 lx. Le milieu de culture est constitué d'eau de mer filtrée puis enrichie selon la formule ES de Provasoli (PROVASOLI, 1968).

Source MNHN, Paris

Le milieu contient du GeO_2 (0,5 mg/l) pour éliminer les Diatomées. Les plantes adultes issues d'explantats, analogues à celles récoltées dans la nature, ont été réparties en plusieurs lots placés à 15°C et aux mêmes conditions d'éclairement, en vue d'induire la reproduction. Des protonémas obtenus en grand nombre à partir de zygotes ont été maintenus dans ces mêmes conditions, tout en renouvelant périodiquement le milieu. Cette souche a permis de préparer des lots expérimentaux qui ont été soumis à divers conditionnements, afin de préciser leur réaction vis-à-vis des facteurs du milieu extérieur. Chaque lot expérimental contient une dizaine de protonémas dans 125 ml de milieu frais.

RÉSULTATS

Le cycle de développement du *B. plumosa* d'Islande s'est accompli, en culture, en 18 mois environ.

I. — Obtention et développement des zygotes

L'espèce islandaise forme des gamétocystes qui naissent par la transformation des pinnules végétatives ordinaires situées dans la portion inférieure du thalle (fig. 1, A). Cette transformation s'effectue par l'occlusion basilaire d'une pinnule et la réticulisation très caractéristique de son contenu cytoplasmique pariétal (fig. 1, B). L'espèce apparaît dioïque. Les gamétocystes mâles, reconnaissables à l'œil nu par leur teinte jaune-orange, libèrent de petits gamètes biflagellés, extrêmement mobiles et apparemment insensibles à la lumière. Longs de 4 à 7 µm, larges de 2 à 3 µm, ils sont souvent filiformes; presque incolores, sans stigma décelable au microscope (fig. 1, C). Les gamétocystes femelles, de teinte vert foncé, produisent des gamètes plus gros, moins agiles, mais positivement phototactiques (fig. 1, C). Il sont longs de 7 à 10 µm et larges de 4 à 5,5 µm, et généralement piriformes, pourvus au moins d'un chloroplaste contenant un pyrénoïde et un stigma rouge. Les gamètes femelles possèdent dans leur grande majorité deux flagelles, exceptionnellement 4 ou 7 ou 8 diversement insérés. Dans tous les cas, l'émission des gamètes s'effectue par un pore, rarement deux, situé latéralement à l'extrémité distale de la pinnule gamétogène.

La confrontation des gamètes de sexes opposés n'a pu être réalisée que fortuitement, après quatre mois d'insuccès, faute de disposer de matériel abondant ou de pouvoir contrôler efficacement la gamétogenèse. Quelques secondes après la mise en contact des sexes opposés, il y a formation de planozygotes quadriflagellés (fig. 1, C) qui, au moment de se fixer au substrat, deviennent négativement phototactiques.

Beaucoup de zygotes périssent tout de suite. Ceux qui survivent germent immédiatement. Au bout de 5 jours, alors que le stigma est encore visible, leur volume s'est considérablement accru (fig. 1, D), et après 15 jours de culture, certains d'entre eux forment un siphon non cloisonné (fig. 1, E). Cette évolution se poursuit par la formation d'une plantule rampante, qui ne tarde pas à se ramifier de façon tout à fait anarchique. Après 2 à 3 mois de culture, la croissance de ces plantules paraît plus ou moins stationnaire. Elles ont alors atteint une longueur de 5 à 10 mm et se détachent facilement du substrat (fig. 2). Après coloration au carmin acétique ou au réactif de Feulgen, il apparaît que

Source MNHN, Paris

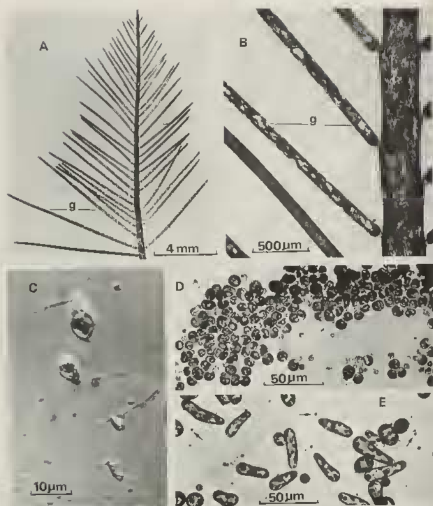


Fig. 1. — *Bryopsis plumosa* d'Islande. A : aspect d'une plumule montrant la localisation des gamétocystes (g) dans la portion inférieure du thalle; — B : détail d'une région fertile montrant l'occlusion basilaire et la réticulisation cytoplasmique des pinnules gamétogènes (g); — C : deux microgamètes, un macrogamète et un planozygote quadriflagellé vus au microscope interférentiel, après fixation aux vapeurs osmiques; — D : zygotes âgés de 5 jours, encore au stade coccoïde; — E : début d'allongement des zygotes, après 15 jours de culture; noter l'asynchronisme du développement des zygotes et la proportion relativement élevée de zygotes et/ou gamètes restants dégénérés (flèches).

chaque plantule possède un seul noyau de 35 µm de diamètre environ, sans localisation préférentielle.

Source MNHN, Paris



Fig. 2. — *Bryopsis plumosa* d'Islande; aspect général d'un protonéma rampant à l'état latent, après 6 mois en culture; remarquer les ramifications buissonnantes.

2. — Évolution des plantules rampantes

Les plantules de la souche-mère n'ont pas évolué pendant 18 mois.

Au cours de cette période des lots de plantules ont été soumis, chacun pendant 5 semaines, à des conditions de culture les plus variées portant sur l'intensité lumineuse (700 à 2400 lx), la photopériode (16 h jour/8 h nuit, 8 h jour/16 h nuit), la température (3°, 6°, 10°, 12°, 15°, 20°C) et le renouvellement, à peu près quotidien, du milieu. D'autres milieux de culture (eau de mer naturelle, eau de mer enrichie selon la formule de Kermarrec (KERMARREC, 1974)) ont également été employés.

Ces expériences n'ont rien changé à la situation stationnaire des plantules, mis à part les températures extrêmes (3°, 6°, 20°C) qui se sont révélées léthales. Le traitement des plantules par l'obscurité, à 15°C, pendant 1 à 5 mois, suivi de leur transfert à la lumière, de même que leur transfert d'une température à l'autre ont eu le même effet négatif.

Un changement a été constaté en poursuivant les expériences avec les plantules de la souche-mère, âgées de 18 mois. Dans une série de lots placés à une température de 15°C et à un éclairement journalier de 16 heures, sous 2000 lux, quelques plantules ont émis, environ 15 jours après le début de l'expérience, des pousses qui se sont développées rapidement en nouvelles plantes de *Bryopsis*. Des résultats analogues ont été obtenus en soumettant des plantules aux conditions employées auparavant sans succès. Le tableau I met en parallèle les résultats de deux séries d'expériences, réalisées dans des conditions identiques, à

Source : MNHN, Paris

deux moments différents de l'existence des plantules, à savoir à 9 mois et à 18 mois. Il montre, outre l'effet léthal des températures extrêmes, que seules les plantules âgées de 18 mois sont capables de se développer. De plus, il apparaît que ce développement se réalise sous diverses conditions de température et de photopériodes.

âge des protonémas	photopériode (jour/nuit) : 16 h/8 h, 8 h/16 h - 1500 lx				
	6°C	10°C	12°C	15°C	20°C
9 mois	léthal	0	0	0	léthal
18 mois	léthal	+	+	+	léthal

Tableau 1. *Bryopsis plumosa*; levée de «dormance» des protonémas d'âges différents sous diverses conditions de culture, absence (0) ou présence (+) de frondes dressées après environ 1 mois de culture.

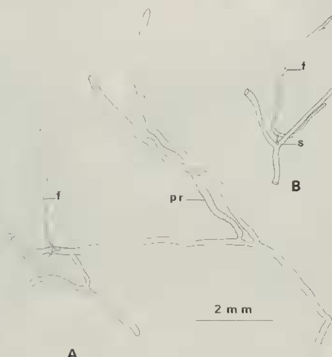


Fig. 3. — *Bryopsis plumosa* d'Islande. A : aspect général d'un protonéma (pr), âgé de 18 mois, portant une jeune fronde dressée (f) de *Bryopsis*; — B : détail de l'insertion de la fronde dressée (f) sur le protonéma par un suspenseur (s).

Source : MNHN, Paris

Chaque plantule rampante n'engendre qu'une seule plante de *Bryopsis* (fig. 3, A), exceptionnellement deux. Un menu filament, sorte de suspenseur, réunit la jeune fronde dressée à la plantule rampante (fig. 3B). Ce filament finit par se rompre, donnant l'autonomie à la plante dressée. Les plantules rampantes ne tardent pas, alors, à se désagréger.

Les nouvelles pousses du *Bryopsis* sont d'abord formées d'un seul axe muni d'un rhizoïde à la base. Des pinnules distiques apparaissent ensuite à la partie distale de l'axe, transformant la plante en plumule à contour triangulaire, caractéristique de l'espèce (fig. 4, A, B, C). En culture, ces plantes atteignent généralement une taille supérieure à celle observée dans la nature en Islande. Leur mor-

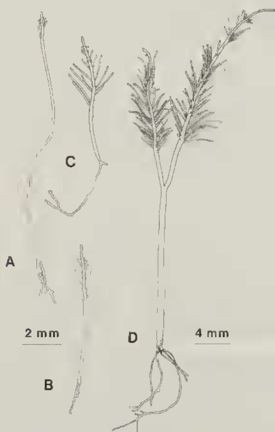


Fig 4 — *Bryopsis plumosa* d'Islande, — A, B, C : stades successifs de l'édification de la fronde dressée, après la disparition des protonémas; noter la formation des pinnules en ordre distique à l'extrémité distale des thalles et l'importance des formations rhizoïdales; — D : sujet adulte, fertile (♀), âgé de 6 semaines; noter la disposition variable des pinnules due à la torsion de contrainte de l'axe particulièrement vigoureux dans ce cas.

Source MNHN, Paris

phologie varie aussi selon les conditions de culture. La figure 4D montre, par exemple, un sujet qui a atteint 4 cm aprés 6 semaines de culture á 15°C, sous un éclairement journalier de 16 heures, sous 1500 lx. Il présente un axe vigoureux, rigide, ramifié, garni de pinnules émises dans plusieurs plans. D'autres, nés et maintenus á 10°C, sous un éclairement journalier de 8 heures, sous 2400 lux, ont atteint 7 cm en 3 mois. Ils portent un grand nombre de rameaux secondaires régulièrement pennés. Ces plantes ont fructifié en culture.

3. — Devenir des gamètes non fécondés

A maintes reprises il a été constaté que les gamètes libérés par des gamétocystes isolés, dégénérent au bout de quelques jours en culture. Il en est de même des gamétes retenus dans leurs gamétocystes partiellement vidés.

Une série d'expériences entreprises avec 8 lots de macrogamétes soumis á diverses températures (6°, 10°, 15°, 20°C), sous différents photorégimes (2000 et 500 lx : 16 et 8 heures d'éclairement journalier) ont aussi conduit á leur dégénérescence.

DISCUSSION

Les études présentes montrent que le *B. plumosa* des côtes d'Islande est une espèce dioïque, capable de se reproduire exclusivement par voie sexuée.

Les zygotes, issus de la fusion de gamétes de tailles très inégales, se développent immédiatement en culture, en donnant naissance á des protonémas uninucléés. Ceux-ci, aprés une vie latente, qui s'étale sur plus d'un an, engendrent directement de nouvelles plantes sexuées de *Bryopsis*.

Il est intéressant de noter que le développement direct des protonémas de l'espèce islandaise ne semble pas tributaire de la photopériode, de l'intensité lumineuse et. dans une certaine mesure, de la température. Les expériences relatives á l'influence de ces facteurs suggèrent que les protonémas exigent un certain seuil de maturation pour germer. Ce seuil une fois acquis, le développement direct du protonéma se réalise sous des conditions les plus variées.

Il convient aussi de souligner la longue durée de la «dormance» des protonémas. Cette particularité pourrait être de nature á favoriser la persistance de l'espèce durant la saison défavorable, exceptionnellement longue dans les régions nordiques.

Le développement parthénogénétique des gamétes produisant directement des protonémas n'a pas été observé chez l'espéce islandaise, en dépit de conditions de culture extrêmement variées. Ce mode de reproduction, signalé dans certaines populations du *B. plumosa* des côtes de la Manche pourrait être dû, en réalité, au développement direct des zoïdes diploïdes, nés á la suite d'une méiose manquée, lors de la gamétogenése (KERMARREC, 1972, 1974). Une telle possibilité avait déjà été mise en évidence chez le *Siphonocladus pusillus* (JONSSON et PUISEUX-DAO, 1959).

Il n'a pas été possible, non plus, d'observer la sexualisation des protonémas de l'espèce islandaise. Ce curieux phénoméne, observé en culture chez le *Bryopsis hypnoides* de Terre-Neuve (BARTLETT et SOUTH, 1973), conduit á la multipli-

Source MNHN, Paris

cation des protonémas par reproduction sexuée, en quelque sorte néoténique. L'apparition de la fronde dressée se fait ensuite directement à partir d'un protonéma, et non pas par zoïdes stéphanocontés.

Le cycle de développement du *B. plumosa* d'Islande, caractérisé par l'existence de protonémas á développement direct, présente beaucoup d'analogie avec celui décrit dans certaines populations de l'Europe du Nord, en particulier des Pays-Bas (RIETEMA, 1969, 1970). Ce type de cycle se rencontre également dans diverses populations nord-européennes du *B. hypnoides* (NEUMANN, 1969, 1974; RIETEMA, 1971; DIAZ-PIFERRER et BURROWS, 1974). Cette espèce, qui recouvre la même aire de répartition géographique que le *B. plumosa*, est généralement considérée comme une espéce indépendante, en raison de sa monœcie. En réalité, il semble qu'il n'y a pas de barrières génétiques entre elle et le *B. plumosa* (KORNMANN et SAHLING, 1976). Par contre, il apparaît que le cycle de l'espéce islandaise diffère de celui du *B. lyngbyei* récemment identifié à Héligoland. En effet, un des caractéres majeurs du nouveau taxon d'Héligoland serait le développement exclusif des protonémas par zoïdes stéphanocontés. Or ce type de cycle, d'aprés les études présentes, paraît absent dans la population d'Islande. L'hypothése de KORNMANN et SAHLING relative á l'existence d'un groupe nord-atlantique, voire sub-atlantique, paraît donc encore trop fragile pour être retenue. Toutefois, compte tenu des variations géographiques des cycles dans le genre *Bryopsis*, cette hypothése n'est pas á exclure définitivement. Des expériences d'hybridation entre populations nordiques et méridionales sont nécessaires pour élucider ce problème.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARTLETT, R.B. et SOUTH, G.R., 1973 Observations on the life-history of *Bryopsis hypnoides* Lamour. from Newfoundland · a new variation in culture. *Acta Bot. Neerl.*, 22 : 1 5.

DIAZ PIFERRER, M. et BURROWS, E.M., 1974 The life history of *Bryopsis hypnoides* Lamour. from Anglesey, North Wales and from the Caribbean. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 54 : 529-538.

JONSSON, S., 1963 — Nyjung i saefloru Islands (*Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh trouvé sur les côtes d'Islande). *Natturufr.*, 33 : 204-313.

JONSSON, S. et PUISEUX-DAO, S., 1959 – Observations morphologiques et caryologiques relatives à la reproduction chez le *Siphonocladus pusillus* (Kütz.) Hauck, Siphonocladacées, en culture. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 249 : 1383-1385.

KERMARREC, A., 1972 – Sur quelques cas de développement apogamique chez *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh (Chlorophycées, Codiales). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 274 : 2478-2480.

KERMARREC, A., 1974 – Reproduction et cycle de développement des *Bryopsis*. *Thèse Doctorat 3e cycle. Univ. Paris VI*, 102 p. + 15 pl.

KORNMANN, P. et SAHLING, P.-H., 1976 – Wiedereinführung von *Bryopsis lyngbyei* (Bryopsidales, Chlorophyta) als selbständige Art. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 28 : 217-225.

NEUMANN, K., 1969 – Protonema mit Riesenkern bei der siphonalen Grünalge *Bryopsis*

Source MNHN, Paris

hypnoides und weitere cytologische Befunde. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 19 45-57.

NEUMANN, K., 1974 – Zur Entwicklungsgeschichte und Systematik der siphonalen Grünalgen *Derbesia* und *Bryopsis*. *Bot. Mar.*, 17 : 176-185.

PROVASOLI, L., 1968 – Media und prospects for cultivation of marine algae. *In* : A. WATANABE and A. HATTORI (eds.) : Culture and collection of algae. *Proc. U.S. Jap. Conf. Hakone, Sept. 1966. Jap. Soc. Pl. Physiol.* : 63-75, 2 tab.

RIETEMA, H., 1969 – A new type of life-history in *Bryopsis*. *Acta Bot. Neerl.*, 18 . 615-619.

RIETEMA, H., 1970 – Life-histories of *Bryopsis plumosa* (Chlorophyceae, Caulerpales) from European coasts. *Acta Bot. Neerl.*, 19 : 859-866.

RIETEMA, H., 1971 – Life-Histories studies in the genus *Bryopsis* (Chlorophyceae) IV. Life-histories in *Bryopsis hypnoides* Lam. from different points along the european coasts. *Acta bot. Neerl.*, 20 : 291-298.

ZINNECKER, E., 1935 – Reduktionsteilung, Kernphasenwechsel und Geschlechtsbestimmung bei *Bryopsis plumosa* (Huds.) Ag. *Oesterr. Bot. Zeitschr.*, 84 : 53-72.

Source MNHN, Paris